Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die horizontale Nutation

von

Privatdozent Dr. **Oswald Richter** in Wien.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der deutschen Universität in Prag.

(Mit 2 Doppeltafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Dezember 1910.)

Die Bezeichnung »horizontale Nutation« für das eigentümliche Hinkriechen von im Laboratorium gehaltenen Erbsen-, Wicken- und Linsenkeimlingen auf der Blumentopferde rührt meines Wissens von Neljubow (I., 1901, 6)[1] her. Beobachtet wurde die erwähnte Erscheinung schon lange vor Neljubow von Wiesner (1878, 19) und damals unter die von ihm studierten Fälle der Nutation subsumiert. Doch empfand er selbst schon die Besonderheiten im Verhalten der Erbsen, Wicken und anderer Pflanzen (23), so daß er diese Art der Krümmung unter eigenem Namen (37) von der auch bei *Phaseolus* beobachteten absonderte.

Wyplel (1879, 3) und Rimmer (1884, [415] 23) schlossen sich bei Behandlung der Literatur, Rimmer auch in der Sonderung der Bewertung der Krümmung bei der Stoffeinteilung der Arbeit Wiesner's an.

---

[1] Er gebraucht den Ausdruck zum ersten Male p. 6.

»Die Laboratoriumsluft ergab ... dennoch horizontale Nutation.«

»Diese beiden letzten Versuche zeigen, daß das Leuchtgas ... die horizontale Lage der Stengel (Nutation in der Horizontalebene) der Erbsen bedingt.«

Die Bezeichnung ist vom Höchsteffekt der Gaswirkung hergenommen und deshalb meiner Meinung nach (vgl. dagegen Guttenberg [1910, 483]) glücklich gewählt: »Dadurch werden die zahlreichen Krümmungen erklärt, denn wirkt das Gas genügend kräftig, so wachsen die Triebe horizontal, erschlafft seine Wirkung, so bildet sich eine geotropische Krümmung aufwärts« (p. 10).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Seit dieser Zeit waren, wie oben erwähnt, erst wieder im Jahre 1901 die Krümmungen der Erbsen, Wicken und Linsen Gegenstand genauerer Untersuchungen, indem Neljubow den anscheinend unzweifelhaften Beweis erbrachte, daß die von Wiesner beschriebenen Erscheinungen nicht autonome Krümmungsbewegungen sind, sondern als Folgeerscheinungen aufgefaßt werden müssen, die ihre Entstehung den stets im Laboratorium vorkommenden gasförmigen Verunreinigungen der Luft verdanken.[1] Der Beweis wurde in der Weise erbracht, daß die Versuchskeimlinge, die in einer Orangerie zum Austreiben kamen, nicht eine Spur von Krümmung zeigten, sondern vertikal nach aufwärts wuchsen, genau so wie Pflanzen, die in eigens in das Laboratorium geleiteter völlig reiner Straßenluft oder in einer durch Glühen gereinigten Laboratoriumsluft gehalten wurden. Die Kontrollexemplare der Laboratoriumsluft zeigten jedoch die von Wiesner beschriebene Krümmung.

Ich (I, 1903, p. 180) habe 1903 Neljubow's Befunde mit Wicken und Erbsen vollauf bestätigen können. Auch meine Glashaus- und Reine-Luft-(r. L.) Pflanzen (2. Versuch, p. 181) wuchsen vertikal aufwärts (I, Fig. 2) und ich zweifelte nicht daran, daß die von Neljubow geäußerte Anschauung die richtige sei.

Versuche des Vorjahres, zu denen ein gelegentliches Experiment mit verschiedenen Pflanzen am Klinostaten im Glashause den Anlaß gaben, haben mich aber überzeugt, daß Neljubow's und meine Ansicht doch noch eine gewisse Ergänzung notwendig hat.

---

[1] Ich möchte hier seine eigenen Worte zitieren (p. 10): »Folglich kann die Krümmung, welche den Stengel in eine horizontale Lage bringt, nicht zur autonomen Nutation gerechnet werden.«

p. 11. »In den beschriebenen Erscheinungen lernen wir jetzt eine neue Wirkung der Gase — Acetylen, Äthylen und Leuchtgas — kennen; sie bewirken eine horizontale Lage der Triebe.«

p. 11. »Die beschriebenen Erscheinungen erlauben nun vorauszusetzen, daß die betreffenden Gase in gleicher Weise wirken, d. h. daß unter ihrer Einwirkung die Stengel der Erbse ihr Verhältnis zur Schwerkraft verändern; demnach sind die beschriebenen Krümmungen denen von transversalgeotropen Organen analog.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich will gleich dieses Experiment schildern, um die Überraschung, die es barg, recht hervortreten zu lassen und es dadurch verständlich zu machen, daß ich sofort mit einer Reihe von Versuchen einsetzte, um die auftauchenden Fragen zu lösen.

Bekanntlich hat jeder Pflanzenphysiologe eine gewisse und, wie ich meine, sehr berechtigte Abneigung dagegen, die empfindlichen Klinostaten in einer feuchten Atmosphäre zu halten, da die Metallachsen bald so weitgehende Verrostungserscheinungen zeigen, daß die Präzision des Apparates mehr als gut in Frage gestellt wird, und so muß ich es einer Anwandlung, sagen wir von Leichtsinn, zuschreiben, daß ich einmal nachsehen wollte, wie sich meine so oft bewährten Versuchskaninchen *(Vicia sativa, Pisum sativum, Phaseolus multiflorus* und *Helianthus annuus)* am Klinostaten im Glashause verhalten würden, nachdem ich sie schon so oft in vertikaler Stellung in r. und ur. L.[1] beobachtet hatte.

Das Experiment wurde im Herbste des Jahres 1909 durchgeführt und zeigte auf der Drehscheibe des Wiesner'schen Apparates Wicken-, Bohnen- und Sonnenblumenkeimlinge von 1 *cm* Länge und Erbsen, die eben über das Erdreich hervorlugten. Von den von Tag zu Tag sich rapid in die Länge streckenden Keimlingen zeigten die der Sonnenblume die mir (I, 1903, p. 188) bekannte Zirkumnutationserscheinung und das labile Äußere, das mit dem Mangel der Kollenchymbildung in reiner Luft zusammenhängt (II, III, 1908/09, p. 189/116). Bald schwankten sie mit ihren langen verdrehten Trieben um die horizontale Achse, daß ich den Versuch abbrechen mußte. Daß die Kontrollkeimlinge im horizontal gelegten Topfe und die im vertikalen ganz ähnlich aussahen, brauche ich wohl kaum hervorzuheben (siehe I, Fig. 6, Topf 1 und 2). Wer diese jeder Festigkeit entbehrenden, nach jeder Windrichtung weisenden Keimlinge sieht, behauptet gewiß mit mir, daß für das schöne Experiment mit den horizontal gestellten Sonnenblumenkeimlingen am Klinostaten, die gerade bleiben, und den horizontal gelegten, nicht gedrehten, die sich negativ

[1] r. L. = reine Luft, ur. L. = unreine Luft.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

geotropisch krümmen, das Laboratorium mit seiner schlechten Luft und den tadellos wachsenden *Helianthus*-Trieben dauernde Beliebtheit genießen wird.[1]

Auch die Wicken zeigten in Anbetracht ihres Aufenthaltes in r. L. nichts Auffallendes. Wer sich die Mühe nimmt und die Fig. 2 meiner Arbeit (I) horizontal hält, bekommt bei der Betrachtung der Wicken in Topf I und II die richtige Vorstellung von dem Aussehen meiner Versuchspflanzen. Ich werde auf diesen Versuchsausfall später noch zurückkommen (p. 1075). Die horizontal gelegten Kontrollpflanzen zeigten die scharfe geotropische Krümmung der Fig. 7*a* der Arbeit IV (siehe Literaturverzeichnis).

Jetzt interessiert uns vor allem das absonderliche Aussehen der Erbsen: kein Keimling erhob sich von dem Erdreich des Topfes, alle krochen mit schlanken, langen Trieben nach allen Richtungen auf der Erde des Versuchsgefäßes (Fig. 3*a*). Eine Regelmäßigkeit erfaßte mein Auge damals noch nicht, nur das eine Überraschende blieb unleugbar: die Erbsen verhielten sich abnorm. Was ich nochmals betonen möchte: die Gestalt der Triebe war die der Pflanzen in r. L. und wenn ich an der Reinheit der Glashausluft gezweifelt hätte, so hätte mich das Verhalten der Kontrollobjekte von der Reinheit der Luft überzeugt, denn die horizontal gelegten Kontrollpflanzen zeigten die scharfe geotropische Krümmung der Fig. 7*a* der Arbeit IV und die vertikal gestellten wuchsen vertikal nach aufwärts, beide mit schlanken, schmächtigen, gesunden Trieben (Fig. 3*b*).

Da also reine Luft vorlag, die Klst.[2]-Pflanzen sich aber, abgesehen von dem normalen Aussehen, der Länge und dem schlanken Wuchse, am Klinostaten, was die Wachstumsrichtung anlangt, verhielten, als ob sie im Laboratorium gehalten wären, ergab sich von selbst, diese Ungereimtheit zu erklären und mit neuen Experimenten einzusetzen.

---

[1] Wyplel (1879, 11), der im Laboratorium Rotationsversuche mit *Helianthus* durchgeführt hat, sah natürlich von der großen Zirkumnutationsbewegung nichts.

[2] Klst.-Pflanzen = Klinostatenpflanzen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich will noch erwähnen, daß auch die Bohnen, die sonst in dem gewöhnlichen, nicht lange andauernden Laboratoriumsversuche in der Regel völlig gerade und horizontal weiterwachsen, in der reinen Luft des Glashauses am Klinostaten starke schräge Abweichungen von der Horizontalen aufwiesen, so daß die sich streckenden und besonders die nach Entwicklung des Epikotyls hervorsprossenden Triebe schließlich gegen den Topf zurückwachsen können. Diese Beobachtung wurde auch schon im Sommer 1909 im Kalthause des Gewächshauses in Prag von Prof. Molisch gemacht und dürfte entweder von ihm selbst oder von einem seiner Schüler weiterbearbeitet werden.[1]

Es ist selbstverständlich, daß ich mich nach dem oben beschriebenen Versuche zunächst nur auf das Studium der Erbsen beschränkte und somit alle vier Klinostatengefäße mit diesen Pflanzen versah. Erwähnen will ich auch noch, daß ich diesmal einen Dunkelsturz aus Pappe über den Apparat und den dazugehörigen Kontrollversuch stülpte.

Eine neue Überraschung: die Keimlinge aller Behälter — ausgenommen eines Klst.-Gefäßes — wuchsen radiär ausstrahlend über den Rand des Blumentopfes hervor und nur der jeweilig mittlere der neun Keimlinge eines Topfes wuchs in jedem Töpfchen nach einer anderen Seite. Und im vierten Behälter auch noch wieder jenes Chaos der Wachstumsrichtungen wie im ersten Experiment (Fig. 3*a*). Wenn wenigstens das Chaos bei allen Gefäßen zu sehen gewesen wäre! So komplizierte sich das Problem immer mehr. Das eine aber konnte ich jedenfalls bei diesem zweiten Versuche bereits feststellen, daß die Triebe stets nach rückwärts, d. i. nach jener Seite gekrümmt waren, die der Befestigungsstelle der Kotyledonen entgegengesetzt war. Da ich nun zufällig gerade schon vorgekeimte Erbsen von rund 1 *cm* Länge bereit hatte und die

---

[1] Solche Experimente dürften um so aussichtsvoller sein, als schon Rimmer im Laboratorium (1884 [412/3], 20/1) Versuche mit *Cucurbita Pepo* und *Phaseolus multiflorus* an um die horizontale Achse drehender Klst.-Scheibe gemacht hat, wobei er Hypokotyle »einen einzigen großen Bogen« beschreiben sah. Ich habe an Bohnenkeimlingen in r. L. sehr schöne bogige Krümmungen gesehen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zeit ausnutzen wollte, wurde rasch noch ein neuer Versuch gemacht, der — negativ ausfiel, d. h. alle Erbsen wuchsen etwa so, wie es der Klinostatengrundversuch verlangte, horizontal von der vertikal gestellten Klst.-Scheibe weg und nur ein geringes Abbiegen nach außen deutete auf Tendenzen der Keimlinge, wie ich sie schon an meinen Klst. r. L.-Erbsen gewöhnt war.

Damit war der Höhepunkt der Komplikationen erreicht und es galt, sorgfältig und langsam vorzugehen, um das Mittel zu finden, das es ermöglichen sollte, sich in diesem Labyrinth von Möglichkeiten zurechtzufinden. Fig. 1_2 mag zunächst die Erklärung des absonderlichen strahligen Wuchses der Keimlinge geben. Es ist nämlich nur notwendig, die Keimlinge so zu setzen, daß die Würzelchen gegen außen und die Kotyledonen nach innen sehen, dann kann man, wenn die Triebe beim Setzen genügend klein, d. h. nicht höher als 0·5 *cm* waren, bestimmt erwarten, daß man jene geradezu ästhetisch anmutende Keimlingsanordnung erhält, die die Fig. 1_2 zeigt. Der Gärtner hatte im zweiten oben beschriebenen Falle ohne Absicht die Keimlinge in der genannten regelmäßigen Weise gesetzt und mir damit, ohne es zu wollen, die mitgeteilte Überraschung bereitet. Um mich in dieser Beziehung ja keinem Irrtum hinzugeben, wurde noch der folgende Versuch gemacht, der in Fig. 1_{1-4} seine Darstellung fand. Bei diesem Experiment wurden die Keimlinge absichtlich

I. in zwei Reihen, parallel zueinander, 1_3;

II. im Kreise um einen im Zentrum des Rotationsgefäßes pikierten Keimling mit den Kotyledonen nach innen, 1_2;

III. desgleichen, mit den Kotyledonen nach außen, 1_1;

IV. desgleichen, aber mit unregelmäßiger Lage der Kotyledonen gesetzt, 1_4.

Es ist nach der Photographie Fig. 1 wohl kaum ein Zweifel mehr möglich, daß tatsächlich die Krümmung der Epikotyle stets von den Keimblättern weg nach rückwärts stattfindet. Fig. 2 gibt endlich die vertikal gestellten Kontrollkeimlinge des Klst.-Versuches der Fig. 1_{1-4} wieder.

Aus Fig. 4 und 5 dürfte weiter einleuchten, warum Erbsen, die schon 1 *cm* lang geworden sind, ehe sie zum Versuche

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

verwendet werden, die sonst an Erbsen in r. L. am Klst. bemerkbare Wuchsrichtung nicht einhalten, sondern geradeaus, mehr oder minder parallel zur horizontalen Achse, weiterwachsen. Das in Fig. 4 und 5 dargestellte Experiment wurde nämlich in der Weise durchgeführt, daß 1. Keimlinge, deren Epikotyle eben zwischen den Kotyledonen hervorlugten, 2. solche, die 0·2 *cm*, 3. solche, die 0·5 *cm*, und 4. solche, die bereits 1·2 *cm*, alle selbstverständlich bei Vertikalstellung der Klst.-Gefäße, erreicht hatten, zum Versuche verwendet wurden. Man sieht ganz genau, daß nur die mit 1 und 2 bezeichneten Versuchspflanzen sich dem Erdboden anschmiegen und daß eine Beziehung zwischen der Länge der Triebe und dem Winkel, den sie in der Folge mit der Drehscheibe bilden, zu bestehen scheint (3, 4). So betrug dieser Winkel bei den Keimlingen aus 3 60°, den aus 4 83°.

Nach der photographischen Aufnahme wurden die Versuchspflanzen aller Größen mit Tuschepünktchen markiert und dabei zweifellos festgestellt, daß in der untersten, der den Kotyledonen nächsten Zone kein Wachstum mehr stattfand trotz der Jugend der Hauptmasse der Versuchsobjekte. Über die Kontrollpflanzen und weitere Details der Versuchsanstellung vgl. die Figurenerklärung.

Aus diesen Experimenten, die nur Musterbeispiele zahlreicher anderer darstellen, die ganz gleichartig ausfielen, läßt sich, wie mir scheint, folgern:

1. daß Erbsenkeimlinge, in r. L. des Glashauses am Klst. um eine horizontale Achse gedreht, oft ein ungewöhnliches Verhalten zeigen, indem sie nicht wie andere Keimlinge vertikal zur Drehscheibe weiterwachsen, sondern sich ganz dem Erdreiche anschmiegen und damit in der Ebene der Drehscheibe ihre Ruhelage finden;

2. daß sie dabei stets nach der den Kotyledonen entgegengesetzten Seite nach rückwärts ausbiegen und

3. daß bei diesen Bewegungen die vorgängig bei vertikaler Aufstellung erreichte Länge einen maßgebenden Einfluß auf die Krümmung ausübt, indem nur genügend kleine Keimlinge die Krümmung tadellos zeigen, während bei längeren, proportional zur größeren, in vertikaler Stellung erreichten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Längen der Effekt abnimmt. Man kann aber selbst bei 1 *cm* langen Pflanzen noch unzweifelhaft die Tendenz der Krümmung nachweisen.

Durch diese Befunde war also zunächst Ordnung in die verwirrenden Beobachtungen gebracht, vor allem der negative Ausfall des dritten Experimentes verständlich gemacht, aber auch das strahlige Wachstum der Versuchskeimlinge im Experiment 2 als natürliche Folge der Art des Einsetzens erkannt. Ohne nun vorläufig auf die theoretischen Erwägungen, die sich an diese Befunde knüpfen, einzugehen, möchte ich hier gleich noch einige Mißerfolge verzeichnen, die sich nach, ich kann wohl sagen, Hunderten positiver, im Licht und Dunkel erhaltenen Ergebnissen ganz unerwartet im Monate Mai 1910 im Glashause einstellten. Diesen plötzlich auftretenden negativen Befunden stand ich zunächst völlig ratlos gegenüber, bis mir der Einfall kam, daß das inzwischen ungemein intensiv gewordene Sonnenlicht einen Einfluß auf die Krümmung bei den Lichtversuchen am Klst. haben könnte. Das ist nun tatsächlich der Fall: die Versuche gelingen stets nur tadellos im Dunkeln oder bei dem gedämpften Tageslicht, wie es in den Spätherbst-, Winter- und Vorfrühlingsmonaten herrscht oder wie man es durch Abschattieren mit Seidenpapier im Glashause in den Spätfrühling- und Sommermonaten erhalten kann (Fig. 7, 8). Dagegen mißglücken die Versuche bei dem starken Sonnen- oder sehr starken diffusen Lichte der Spätfrühjahr- und Sommermonate, und zwar läßt sich eine Proportionalität zwischen den herrschenden Lichtintensitäten und dem Krümmungsausfall feststellen in dem Sinne, daß im allgemeinen die Krümmung um so deutlicher wird, je schwächer das Licht ist.

Nachdem ich somit alle möglichen Mißerfolge und alle Möglichkeiten erörtert habe, die zu unklaren oder verwirrenden Ergebnissen führen können, will ich nun die Versuchsanstellung für den positiven Erfolg genau schildern, die Bedingungen klarlegen, unter denen die Krümmung besonders deutlich wird, und dann die theoretischen Folgerungen behandeln, die sich an das Vorausgehende ohne Schwierigkeit werden anknüpfen lassen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuchsanstellung.

Die Keimlinge brauchen zu unseren Experimenten nicht einen Moment im Laboratorium gewesen zu sein. Man arbeitet also mit völlig normalen Keimflanzen. Eine Anzahl Keimschalen mit Sand (siehe Oswald Richter, V, p. 8) stehen bereit, um Keimlinge verschiedensten Alters zu liefern. Die Samen werden 6 Stunden im Leitungswasser quellen gelassen und dann nach Vorstoßen von Löchern für die vorbrechenden Würzelchen in die Keimschalen gesetzt. Gewöhnlich treiben die Würzelchen schon nach 24 bis 48 Stunden bei der im Warmhause herrschenden Temperatur. Haben sie eine Länge von $^1/_2$ bis 1 *cm* erreicht, so werden sie zu je 9, 8 oder 6 in Erde oder in feuchten Flußsand in die Klst.-Gefäße eingesetzt. Um diese Zeit merkt man von den Trieben entweder noch gar nichts oder es lugt das Knöspchen eben aus den Kotyledonen heraus. Die Pflänzchen werden mit den Kotyledonen schwach ins Erdreich oder in den Sand gedrückt, in die natürlich wieder für die Würzelchen Kanäle vorgestoßen waren. Die Töpfe werden nach dem Pikieren begossen und können nun entweder sofort zum Experiment verwendet werden oder sie bleiben mit den Kontrolltöpfen unter Dunkelsturz stehen, bis die Pflanzen die für den Versuch gewünschte Länge erreicht haben.

Es ist klar, daß in diesem Falle Versuchs- und Kontrollkeimlinge noch eine Zeitlang negativ geotropisch beeinflußt werden, während, sofern die Bewegung am Klinostaten sofort beginnt, die noch von den Kotyledonen umschlossenen Triebe der einseitigen Schwerkraftswirkung sofort entzogen und senkrecht zur Hauptachse einer allseitigen Schwerkraftswirkung ausgesetzt werden. Und darin liegt nach meiner Meinung im wesentlichen die Erklärung aller geschilderten auffallenden Erscheinungen; denn wir haben es im Falle der Erbsen mit einer diesen und, wie ich später zeigen werde, einer Anzahl anderer Pflanzen eigentümlichen Nutation der Epikotyle zu tun, die erst dann klar und unverhüllt zutage tritt, wenn die einseitige Wirkung der Erdschwere durch den Kunstgriff, den der Klinostat bietet, in eine allseitige umgewandelt wird.

Ich habe hier gleich den Ausdruck Nutation gewählt, bin aber noch den Beweis dafür schuldig geblieben, daß die beschriebene Krümmung wirklich nur durch innere Ursachen hervorgerufen wird.

Für die zur Beantwortung dieser Frage zunächst in Gang gesetzte anatomische Untersuchung war eine Beobachtung

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

von Bedeutung, die es möglich erscheinen ließ, daß die Kotyledonarachselknospen durch ihr Hervorsprossen die Triebe der Klst.-Pflanzen einfach zur Seite drängten, so daß die seitliche Abschwenkung nicht als aktive Bewegung, sondern als passives Zurseitegedrücktwerden gedeutet werden müßte. Die genaue Überprüfung der Frage ergab ein negatives Resultat, da zwischen den vertikalen Kontroll- und den horizontal nutierenden Klst.-Pflanzen anatomisch kein wesentlicher Unterschied auffindbar war.

Vom physiologischen Standpunkte trachtete ich das Wesen der Krümmung in der Weise zu ergründen, daß ich meine Keimlinge zunächst so lange am Klst. im Glashause beließ, als dies überhaupt ging, d. h. so lange, bis die Triebe, durch ihre übermäßige Länge zum weiten Überneigen und Herabhängen gebracht, den Wert der Bewegung für das Problem ganz in Frage stellten. Es gelang mir nie, die Kotyledonarknospen bei den unversehrten Pflanzen am Klst. zum Austreiben zu bringen und damit in einer solchen Wachstumsbeschleunigung der Achseltriebe die primäre Ursache des Ausbiegens der Erbsentriebe nachzuweisen. Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, daß auch bei den Kontrollpflanzen ein solches Austreiben stets unterblieb.

Neue Experimente, bei denen ich die Haupttriebe stutzte, führten auch zu keinen befriedigenden Resultaten, da zwischen den Axillartrieben der Klst.- und denen der vertikalen Kontrollpflanzen kein nennenswerter Zeitunterschied im Austreiben erzielt werden konnte, womit der Beweis erbracht war, daß ein verfrühter Knospenaustrieb an den Klst.-Pflanzen nicht die Ursache der Abkrümmung der Erbsentriebe sein kann. Es ist also nicht eine starke Knospenausbildung, sondern das Abbiegen der Stengel das Primäre, die Krümmung also nicht von diesem kontrollierbaren Faktor bedingt. Und wenn man oft die Kotyledonarknospen an den Klst.-Pflanzen besser sieht als an den Kontrollexemplaren, so ist das einfach auf das bessere Freiliegen derselben infolge des Abbiegens der Triebe bei den nutierenden Klst.-Pflanzen als bei den in vertikaler Stellung befindlichen Trieben der Kontrollpflanzen zurückzuführen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei diesen Versuchen ließ sich eine sehr lehrreiche Beobachtung machen, die in Fig. 9 zur Darstellung gebracht wurde. Stutzt man die Haupttriebe, so kommen schon nach einem Tage bei den Klst.- ebenso wie bei den Kontrollkeimlingen die jungen Axillartriebe bei beiden Kotyledonen jeder Pflanze gleichzeitig hervor, doch bleibt alsbald einer der Triebe im Wachstum zurück, während der andere das ganze Nährmaterial an sich reißt. Das geschieht mit einer solchen Regelmäßigkeit und in der Regel mit dem gleichseitigen Achselsproß, daß man sich zur Demonstration der so häufig vorkommenden Bevorzugung eines von zwei gleichaltrigen Individuen kaum geeignetere Versuchspflanzen denken kann wie die Kotyledonarachseltriebe der Erbsen (vgl. Fig. 9).

Beim Überblicken der im vorstehenden angeführten anatomischen und physiologischen Untersuchungen über das Wesen der Krümmung ergibt sich, daß sie vermutlich eine autonome ist, die auftritt ohne Rücksicht auf die vom Experimentator kontrollierbaren, in ihrer Wirkung sehr leicht begreifbaren anatomischen Ursachen.

Ich habe absichtlich das Wörtchen »vermutlich« dem Ausdrucke »autonom« vorausgesetzt, da ich noch zu zeigen habe, ob nicht doch äußere Einflüsse die Bewegung der Triebe bedingen.

I. Einfluß der Temperatur.

Wir sind insbesondere durch die wertvollen Untersuchungen von Lidforss (1903, p. 343) darüber unterrichtet, daß das schon lange bekannte Niederliegen der Triebe von *Lamium*-Arten bedingt wird durch die im Herbst und im Winter einsetzende niedere Temperatur und daß man durch Erwärmung der Pflanzen die Krümmung leicht rückgängig machen kann. Ich habe natürlich auch bei meinen Versuchen mit dieser Möglichkeit rechnen müssen, zumal ich die ersten Experimente im Herbste im noch ungeheizten Warmhause angestellt hatte, in dem die Temperatur während der Nacht auf 12° C. zu sinken pflegte. Es war also gar nicht so unmöglich, daß die wenigstens zeitweise wirksame niedere

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Temperatur oder der Temperaturwechsel die Krümmung hervorrief. Eigens darauf abzielende Versuche haben aber bewiesen, daß dem nicht so ist. Schon die Tatsache, daß ich während des ganzen Winters im mit Warmwasserleitung geheizten Warmhause bei durchschnittlich 20° C. stets die deutlichsten Ergebnisse erzielte, sprach dagegen. Vergleichende Versuche habe ich aber erst im Frühjahr anstellen können, wo ich meinen Apparat im völlig offenen Gartenhäuschen des Versuchsgärtchens aufstellte bei Temperaturen unter, bei und über 0° C., während ein Pfeffer'scher Klst., auf den ich später (p. 1073) noch zu sprechen komme, im Warmhause des Glashauses, mit Erbsen beschickt, die Kontrolle bildete. Natürlich standen neben jedem dieser Versuche Kontrolltöpfchen vertikal. Da sich im pflanzenphysiologischen Institut in Prag nur ein vorzüglicher Wiesner'scher Apparat befindet, wurde selbstverständlich auch dieser nach den Versuchen im Kalten ins Warmhaus übertragen, um weitere Kontrollversuche durchzuführen. Die Experimente zeigten übereinstimmend, daß die Krümmung von der herrschenden Temperatur sozusagen unabhängig ist, vorausgesetzt natürlich, daß die Temperatur nicht so tief sinkt, daß jedes Wachstum sistiert wird. Man kann aber insofern von einem geringen Temperatureinfluß reden, als die durch die niedrige Temperatur bewirkte Verlangsamung des Längenwachstums die Krümmung noch schöner hervortreten läßt als bei den raschwüchsigen Klst.-Pflänzchen im Warmhaus, und zwar gilt das in gleicher Weise für die Licht- wie die Dunkelversuche.

II. Einfluß des Lichtes.

Von einem Faktor, der die Nutationskrümmung hemmend beeinflußt, war schon bei den möglichen Fehlerquellen der Versuchsanstellung die Rede, dem Lichte, weshalb auf das p. 1058 Gesagte hingewiesen sein mag. Danach äußert sich die Wirkung des Lichtes in einer vollständigen oder nahezu vollständigen Aufhebung der Krümmung proportional zu der herrschenden Lichtintensität, und zwar dürfte jene zur Klst-Achse fast parallele Wuchsrichtung, die man bei sehr starkem diffusen Tages- oder starkem Sonnenlichte erhält, zu deuten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sein als die Resultierende zwischen der am Klst. im Dunkeln und bei schwachem diffusen Lichte auftretenden Krümmung und dem dieser Krümmung entgegenwirkenden Heliotropismus der Triebe. Wie der Versuch im diffusen Tageslicht des Herbstes ausfällt, mag Fig. 7 und 8 zeigen.

III. Einfluß der Laboratoriumsluft.

Das meiste Interesse beansprucht jedenfalls der Einfluß der Laboratoriumsluft auf die Krümmung der Erbsen. Dabei ist nicht so sehr das Verhalten der Klinostatenpflanzen beachtenswert als das der Kontrollexemplare, die am Versuchsbeginn entweder ruhig vertikal aufgestellt oder horizontal umgelegt wurden. Fig. 11_1 zeigt einen solchen gleichzeitig mit Erbsen beschickten, vertikal stehenden Kontrolltopf aus stark verunreinigter Laboratoriumsluft aus einem dunklen Thermostaten der Dunkelkammer des pflanzenphysiologischen Institutes in Prag von oben. Die dick angeschwollenen, etwa acht Tage alten, kurz gebliebenen Triebe pflügen förmlich das Erdreich. Fig. 12 ist der zugehörige Kontrollversuch. Es ist das eine etwas drastischere Modifikation von Neljubow's (I, 1901) und meinen (I, 1903) älteren Versuchen.

Die Pflanzen am Klst. sehen genau so aus (Fig. 11_2), vorausgesetzt, daß sie klein genug waren, als sie zum Versuche in Verwendung kamen. Die Pflanzen im vertikal stehenden Topfe in L. L. verhalten sich also, abgesehen von der Hemmung des Längen- und der Förderung des Dickenwachstums in bezug auf die Art der Krümmung genau so wie die Pflanzen in r. L. bei zur Trieblängsachse allseitig wirkender Schwerkraft. Was bewirkt nun die Rotation am Klst.? Sie hebt die einseitige Schwerkraftswirkung auf. Aufhebung der einseitigen Schwerkraftswirkung löst die in Rede stehende Krümmung der Erbsenkeimlinge aus.

Nun sehen wir aber, daß in der L. L.-Luft dieselbe Krümmung auftritt — welchen Schluß werden wir daraus ziehen können? — Daß die Laboratoriumsluft die einseitige Schwerkraftswirkung aufhebt. Damit sind wir aber zu jener Ansicht gelangt, die seinerzeit Molisch (I, II, III, 1902 bis 1905) ausgesprochen hat und die von mir durch eine Anzahl von

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuchen anderer Art als die vorliegenden bewiesen wurde (IV, 1906 [302]/38). Damit gewinnt aber unser Befund ein erhöhtes theoretisches Interesse: die Klst.-Bewegung in r. L. und die L. L. allein bringen den gleichen Richtungseffekt zustande; sie heben die einseitige Schwerkraftswirkung auf und gestatten es, auf diese Art Bewegungen zu erkennen, von deren Existenz man sonst keine Ahnung hätte. Und so werden andrerseits die Erbsen zu Indikatoren dafür, daß und wo einseitige Schwerkraftswirkung aufgehoben wird.[1]

Wenn das richtig ist, dann muß alles, was die einseitige Wirkung der Schwerkraft wieder zutage treten läßt, die Erbsenkrümmung aufheben. Das ist auch der Fall. Jedes Kontrollgefäß in r. L. gibt zunächst dafür eine Illustration, aber auch jede Verbesserung der L. L. Man braucht nur eine Zeit zu lüften und schon erheben sich die niederliegenden Triebe. Um so klarer tritt die Krümmung hervor, je stärker die Verunreinigung der Luft ist. Das gilt — nebenbei bemerkt — ebenso für die Klst.- wie die vertikal gestellten Kontrollexemplare in L. L.

Im übrigen gilt von den Klst.-Objekten, was von denen in r. L. gesagt wurde. Somit tritt die Krümmung am schönsten auf, wenn die Pflanzen, bevor sie im Laboratorium zum Versuche verwendet wurden, eben aus der Erde hervorkommen oder eine Länge von 0·2 bis 0·5 *cm* erreicht haben. Sind die Erbsen 1 *cm* oder länger als 1 *cm* im Glashause geworden, so wachsen sie parallel zur Drehachse weiter wie im Glashause, natürlich unter den gewohnten Hemmungs- und Verdickungserscheinungen (Fig. 10). Das ist höchst auffallend und stützt

---

[1] Neljubow benutzte seinerzeit den Klst. nicht in der Orangerie und auch nicht die um die horizontale Achse rotierende Drehscheibe (p. 3) und so mag ihm dieses entscheidende Resultat entgangen sein. »Nicht weit vom Fenster, auf einer in der Horizontalebene sich drehenden Scheibe des Klinostats, wurde . . .«.

p. 4. »Die Erbsen wurden im Thermostaten von Roux bei einer beständigen Temperatur von 25° in feuchter Atmosphäre zum Keimen gebracht, die einen im Dunkeln, die anderen am Licht auf der in horizontaler Richtung sich drehenden Scheibe des Klinostaten.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

meine Ansicht von dem Wesen der L. L.-Wirkung noch um ein erhebliches. Hat nämlich einseitige Schwerkraftswirkung die Nutationsperiode im Glashause überwunden, so hilft Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftswirkung, ob sie nun in der L. L. oder in r. L. vom Klst. besorgt wird, nichts mehr. Die Pflanzen wachsen gerade weiter und ihre Krümmungsfähigkeit kehrt nicht mehr zurück. Dagegen ruft Übertragen vertikaler, auch schon längerer Pflanzen in L. L. oder Leuchtgas stets, wie auch schon Neljubow (1901, I. 7) fand, horizontale Nutation hervor.

Durch jenen in Fig. 10 dargestellten Versuch wurde ein ganz ähnliches Resultat erzielt, wie es Neljubow (II/III, 1909/10) in einer zweiten Arbeit erhalten hatte, in der er mitteilt, daß die Pflanzen »unter denselben Bedingungen« (d. h. in r. L. ausgekeimt und in Äthylenluft am Klinostaten um die horizontale Achse gedreht) keine Krümmungen ausführen, was er als Beweis für die Verwandlung des vertikalen in transversalen Geotropismus ansieht. Wie wir sehen, mußte er dieses Resultat erhalten, da seine Pflanzen, offenbar schon über das Nutationsstadium hinaus in r. L. des Glashauses gehalten, zu alt zum Versuche verwendet wurden. Die große Aktivität, mit der die Krümmung vor sich geht, beobachtete er auch. Nach ihm soll auch Prianischnikow die gleiche Krümmung in Wasserkulturen gesehen haben. Über Neljubow's in Druck befindliche Arbeiten vgl. das Register.

Experimente mit höherer und niederer Temperatur im Thermostaten haben wieder bei den angewandten Temperaturen die völlige Unabhängigkeit der Krümmung der Klst.- und Kontrollpflanzen von den jeweiligen Temperaturgraden ergeben, ja man könnte beinahe sagen, daß entgegen den Erfahrungen mit niedriger Temperatur in r. L. die Krümmung in L. L. proportional zur stärkeren Heizung stärker wird.

Ich wählte eben mit Absicht den Ausdruck »Heizung« und nicht »Steigerung der Temperatur«, weil das erste Wort schon darauf hindeutet, welcher Faktor gesteigert wurde. Mit dem starken Aufdrehen des Gashahnes kamen mehr gasförmige Verunreinigungen in den Warmkasten und steigerten natürlich durch ihren hemmenden Einfluß auf das Längenwachstum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und durch ihre Fähigkeit, die einseitige Schwerkraftswirkung ganz auszuschalten, vorausgesetzt, daß die Erbsen beim Versuchsbeginn genügend klein waren, den Versuchseffekt bei den vertikal aufgestellten und Klst.-Pflanzen um ein Bedeutendes. Diese angeschwollenen, turgeszenten, zum Platzen förmlich bereiten Triebe muß man gesehen haben, um eine Vorstellung von diesen absonderlichen Kunstprodukten zu bekommen. Fig. 11 mag eine Vorstellung von ihnen geben. Das dicke Aussehen ist, nebenbei bemerkt, die Folge des durch die Wirkung der gasförmigen Verunreinigungen der Luft bei höherer Temperatur gesteigerten Turgors (Richter Oswald, VI, 1908).

Die Klst.-L. L.-Versuche haben auch noch dazu beigetragen, meine Meinung vom Wesen der horizontalen Krümmung als Nutation zu festigen und die andere, nach der die Krümmung eine Folgeerscheinung der Kotyledonarknospenentwicklung sei, zu schwächen; bestand ja doch die Hoffnung, daß vielleicht die umgelegten Haupttriebe infolge der L. L.-Wirkung das weitere Wachstum einstellen und die Achseltriebe bei den so behandelten Pflanzen wirklich zum vorzeitigen spontanen Austreiben gelangen könnten. Diese Hoffnung erfüllte sich nicht trotz sehr langen (drei- bis vierwöchentlichen) Ganges eines Versuches. Ob bei noch längerer Versuchszeit dieser Effekt eintreten könnte, wage ich heute zu bezweifeln, da offenbar auch bei den L. L.-Pflanzen der Nahrungsstrom, wenn auch ein chemisch verschiedener (Richter Oswald, II, V), in ähnlicher Weise wie bei den Glashauspflanzen in die Hauptachsen dirigiert wird und weil ja, wenn auch die Achselknospen der Kotyledonen austreiben wollten, die L. L. diesem kühnen Unterfangen ein ebenso energisches Hindernis in den Weg legen würde wie dem Haupttriebe bei seinen Streckungsversuchen.

Ich habe endlich wieder die Stutzungsversuche in Angriff genommen, zuerst in der Art, daß ich die L. L.-Pflanzen in L. L. beließ, dann derart, daß ich sie ins Glashaus trug und dort stutzte oder erst stutzte und dann ins Glashaus übertrug,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

am Klst. beließ oder vertikal stellte. In allen L. L.-Versuchen gingen mir die Pflanzen ein, ehe auch nur eine Spur von Austreiben der Knospen zu sehen war; tadelloses Austreiben erhielt ich jedoch stets oder fast immer bei der Übertragung ins Glashaus, ob nun das Stutzen vor dem Übertragen durchgeführt wurde oder umgekehrt, ob die Pflanzen am Klst. blieben oder nicht. Und dabei war fast immer jenes Vorauseilen des ersten Achseltriebes zu sehen, wie es die Fig. 9 darstellt, die mit solchen ins Glashaus übertragenen L. L.-Pflanzen erhalten wurde.

Es waren danach die L. L.-Versuche auch so ausgefallen, daß man zu der Ansicht gedrängt wurde, es sei die Krümmung nicht das Sekundäre, d. h. ein rein passives Ausweichen vor den austreibenden Knospen, sondern das Primäre, d. h. eine von inneren Ursachen bedingte, durch äußere (L. L.) verstärkbare oder hemmbare (Schwerkraftswirkung) Nutation.

IV. Mechanische Wirkungen.

Wenn wirklich die Erdschwere als hemmender Faktor in Betracht kommt, dann mußte es möglich sein, unter Bedingungen, unter denen die Krümmung sonst auftrat, durch mechanische Eingriffe ihr Auftreten zu verhindern. Ein solches Mittel war

1. das Anbinden der hervorbrechenden Triebe der Klst.-Pflanzen in r. L. an Holzklötzchen.

Zu diesem Zwecke setzte ich je acht Erbsen in zwei Reihen in ein Gefäß, die Kotyledonen einander zugewendet und zwischen die Kotyledonenreihen drückte ich vier Holzklötzchen in das Erdreich, an die ich die Triebe beider Reihen binden konnte. Wer dieses Experiment nachmachen will, wird sehen, daß das Anbinden der Keimlinge nicht leicht ist, indem die ganz jungen Triebe häufig vom Zwirn durchgeschnitten und geköpft werden, ältere von 1 *cm*, die sich gut binden lassen, aber bereits unbrauchbar sind, da sie als zu alt nach den vorangegangenen Ausführungen (p. 1056) schon ohne das Befestigen fast parallel zur Klinostatenachse wachsen. Am

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

besten eignen sich 0·5 *cm* lange Triebe auch für diese Art von Versuchen. Meine Experimente über die Verhinderung der horizontalen Nutation durch Anbinden sind somit nicht zahlreich genug geworden, doch glaube ich trotzdem erklären zu dürfen, daß sie das erwartete Resultat ergaben: bei den wenigen gut angebundenen Pflänzchen trat deutliche Hemmung der Krümmungsbewegung ein.

2. Eingipsungsversuche,

die noch auf meinem Programm standen, habe ich wegen meiner plötzlichen Übersiedlung nach Wien nicht mehr ausführen können. Ansätze in dieser Richtung fallen zwar schon in den April 1910, doch waren die Versuchsschwierigkeiten wegen der zarten Objekte und der bloß dreiseitig auszuführenden hemmenden Gipswand so große, daß diese Experimente die vollste Hingabe verlangt hätten, was 1910 nicht mehr möglich war. Indem ich nun noch die Vermutung ausspreche, daß richtig ausgeführte Eingipsung die horizontale Nutation der Klst.-Pflanzen gewiß hemmen dürfte, möchte ich nur noch

3. Experimente über den Einfluß reichlichen Erdreichs und knappen Ansetzens an die Gefäßwand

schildern, die ich, vom gleichen Gedankengange erfüllt, in Szene gesetzt habe. Für die zweite Art dieser Versuche wurden die Keimlinge mit der Seite, an der die Triebe hervorbrechen sollten, so eng an die Gefäßwand angedrückt, als es überhaupt ging. Leider bogen die austreibenden Epikotyle längs der glatten Gefäßwand aus oder drückten, sich mit der Spitze gegen die Gefäßwand stemmend, die Kotyledonen gegen das Innere des Gefäßes oder rutschten endlich, schräg aufsteigend, so lange an der Gefäßwand hinauf, bis sie über den Rand kamen und damit keinen Widerstand mehr fanden und horizontal weiterwachsen konnten. So sind also auch diese Versuche nicht beweisend und können höchstens als Beleg dafür angeführt werden, mit welcher Kraft die horizontale Nutation vor sich geht. Für diese Energie geben nun die beste Vorstellung meine Experimente mit tief ins Erdreich eingesenkten Keimlingen. Statt nämlich, wie ich zunächst erwartete, seine

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bewegungsrichtung aufzugeben, pflügt oder wühlt sich der junge Keimling, von inneren Kräften getrieben, durch das festgedrückte Erdreich.

Bei diesen Versuchen traten nun zum ersten Male jene abnormen Krümmungen auf, die in Fig. 6 *a—c* dargestellt sind und die sich dadurch auszeichnen, daß Stengel und Würzelchen vollständig parallel zueinander wachsen — vielleicht der erste Fall, wo man künstlich Hauptwurzel und Haupttrieb zu parallelem Wachstum veranlaßt hat. Solcher aparter Pflanzen kommen oft vier auf sechs Versuchskeimlinge in einem Klst.-Gefäß vor und machen beim ersten Auftreten dem Experimentator nicht geringen Kummer. Wenn er nämlich nicht weiß, daß ein solcher Effekt möglich ist, wartet und wartet er, bis er ein Lebenszeichen von seinen Erbsentrieben erhalten werde; und da sich das ursprüngliche Bild, die halb oder spurenweise zutage liegenden Kotyledonen, nicht ändert, gibt er die Hoffnung bereits auf, denkt an Verfaulen der Stengel u. a. m., bis er nach drei Tagen des Wartens beim vorsichtigen Austopfen mit Bildern wie die der Fig. 6 *a—c* überrascht wird. Ich habe später diese Wuchsformen oft erhalten, und zwar immer dann, wenn ich Keimlinge verwendete, die nicht ganz »korrekt« ausgekeimt waren, sondern bei denen das Würzelchen in einem Bogen um die Kotyledonen herumgewachsen war. Ich habe mir einige Erklärungen für diese Erscheinung zurechtgelegt, ob sie aber die richtigen sind, kann ich natürlich nicht sagen:

1. wäre daran zu denken, daß durch ein tiefes Einsetzen oder bei jenen Keimlingen mit den bogig gewachsenen Wurzeln durch die Wurzelumklammerung der junge Trieb bereits in die nach unseren Erfahrungen normalerweise zukünftige Wachstumsrichtung am Klst. eingestellt wird, so daß er, beim Austreiben um 90° abbiegend, parallel zur Wurzel zu liegen kommt und nun allen bisherigen Erfahrungen entgegen nicht von dem Erdreiche weg, sondern in das Erdreich hineinwächst;

2. läge auch der Gedanke nahe, daß bei der in 1 geschilderten primär-abnormen Einstellung der seitliche Druck des Erdreiches genügen könnte, um die Krümmung von 90° in eine von 180° zu verstärken;

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

3. könnte man sich vorstellen, daß die bogig gewachsenen Wurzeln einen solchen Druck auf die Kotyledonen und damit indirekt auf die Keimlinge ausüben, daß sie in die neue Richtung abgebogen werden;

4. endlich könnten die in 1 und 2 angegebenen Momente eventuell mit denen in 3 zusammenwirken.

Von diesen vier Erklärungen sagt mir am meisten die erste zu. Doch sehen wir ganz von den Erklärungsversuchen ab und bleiben wir bei den Tatsachen: Es kommt vor, daß die Krümmung der Erbsen am Klst. in r. L. so gesteigert wird, daß die Triebe parallel zu den Wurzeln ins Innere der Klst.-Gefäße wachsen.

Ich habe also nur noch hinzuzufügen, daß mitunter bei diesen Verhältnissen, aber auch, wenn die Triebe horizontal wachsen, die Wurzeln aus dem Erdreich heraus und, wenn es genug feucht in dem Glashause ist, eine Zeit parallel zu der Achse nach außen wachsen.

In diesen abnormen Fällen hat man dann Keimlinge vor sich, die mit der Wurzel aus dem Erdreich und mit dem Triebe in dasselbe hineinwachsen, ein Beispiel heilloser »Sinnesverwirrung« im Pflanzenreiche.

4. Horizontalwuchs am Klinostaten durch gegenseitigen Druck der Keimlinge aufeinander (?).

Hier möchte ich endlich noch auf das in Fig. 7_2 und 8_2 dargestellte Klst.-Gefäß hinweisen, das Keimlinge zeigt, die aufeinander zugewachsen sind und nun, gegeneinander drückend, in Büschelform in die Horizontale hinüberbiegen. Es scheinen hier die Keimlinge selbst gegenseitig das besorgt zu haben, was ich mit Anbinden, Eingipsen, Tiefsetzen usf. bezweckte, wenn die Buschbildung nicht als rein mechanische, unter diesen Verhältnissen allein mögliche Vereinigung der Triebe aufzufassen ist.

V. Experimente über die Ausschaltung einseitiger Schwerkraftswirkung.

Zum Schlusse möchte ich noch einige andere Arten der Beweisführung für die Bedeutung der einseitigen Schwerkraftswirkung anführen, die in reiner Luft auszuführen sind.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

1. Die Wirkung der Befestigung der Klst.-Gefäße senkrecht zur Drehachse.

Alle bisher beschriebenen Experimente, bei denen von Klst.-Pflanzen die Rede war, sind in der Weise ausgeführt worden, daß die Versuchsgefäße parallel zur Drehachse befestigt wurden. Es war also zu überprüfen, ob die Befestigungsart der Gefäße auf den Versuchsausfall einen Einfluß ausübt.

Es ist selbstverständlich, daß Versuche zur Beantwortung dieser Frage bloß im Glashause ausgeführt zu werden brauchten, weil ja die gleichzeitige Berücksichtigung anderer Faktoren (L. L.) nur unerwünschte Komplikationen zur Folge gehabt hätte. Es wurden also die Klst.-Gefäße wie gewöhnlich adjustiert, aber in die Drehscheibenebene senkrecht zur Drehachse befestigt. Der Gang des Apparates blieb wie gewöhnlich — der Effekt auch. Da nämlich auch in der neuen Stellung die einseitige durch eine allseitige Schwerkraftswirkung ersetzt wurde, war das ja gar nicht anders zu erwarten. Der einzige Unterschied war der, daß diesmal der allseitige Angriff der Schwerkraft in die beim vertikalen Stehen induzierte Triebrichtung hineinfiel. Es trat also der Erfolg der Versuche im Dunkeln wie im Lichte in der r. L. des Glashauses etwa zur selben Zeit ein wie bei der ursprünglichen Art der Befestigung der Klst.-Gefäße. Diese Versuche haben also gezeigt, daß nicht gerade eine zur Klst.-Achse parallele Befestigungsweise der Rotationsgefäße nötig ist, um die horizontale Nutation in r. L. zu erzielen.

2. Die Wirkung der schiefen Aufstellung des Klinostaten und der Schrägstellung der Klinostatenachse.

Für diese Art von Experimenten war der folgende Gedankengang maßgebend. Wenn die Krümmung wirklich bei Ausschaltung einseitiger Schwerkraftswirkung auftritt und diese bei der üblichen Apparatstellung erzielt wird, dann muß eine Schrägstellung des Apparates die Krümmung wieder, wenn auch schwächer, auftreten lassen. Wird ja doch unter diesen Bedingungen nur ein Teil der einseitig wirkenden

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Schwerkraft durch die Tätigkeit des Klst. ausgeschaltet, während der andere zur Geltung kommen müßte.

Der Versuchseffekt entsprach ganz den Erwartungen. Der unter einem Winkel von rund 30° aufgestellte Apparat zeigte Triebe, die noch sehr deutlich, aber lange nicht so stark horizontal nutierten wie bei horizontal gestellter Achse. Die Triebe erhoben sich vielmehr etwa um den gleichen Winkel von der Erde wie die Achse des schrägen Apparates von der Horizontalen — ein weiterer Beleg für die Richtigkeit meiner Deutung.

Zum Überflusse machte ich endlich noch Versuche in der Art, daß ich die Keimlinge im Dunkeln auf der Drehscheibe um die vertikal gestellte Achse des Apparates, also in der Schwerkraftsrichtung rotieren ließ. Der Effekt war, wie erwartet, der, daß alle Pflanzen wuchsen, als ob sie ruhig vertikal aufgestellt worden wären. Es lag also nicht etwa am Drehen, sondern an der Richtung, in der die Ebene der Drehbewegung die der Schwerkraftsrichtung traf, was den Effekt bedingte. War dieser Winkel gleich 0° (zuletzt erwähnte Stellung), dann war nichts von einer horizontalen Nutation zu sehen, wurde er größer, so nahm auch sie zu, bis bei 90° der größte Effekt, der Nutationswinkel von 90°, erzielt war.

Es ist selbstverständlich, daß unter solchen Verhältnissen bei einer so fabelhaften Empfindlichkeit der Keimlinge für die gebotene Lage eine jede ungewollte falsche Achsenstellung schon eine einschneidende Wirkung auf den Versuchseffekt ausübte. Man kann daher dem Experimentator, der diese oder ähnliche Versuche macht, nicht genug warm ans Herz legen, bei Einstellung der Experimente nie auf die Überprüfung der Klst.-Stellung durch die Wasserwage zu vergessen.

3. Einfluß verschiedener Rotationsgeschwindigkeiten auf die Krümmung.

Die Bedeutung der einseitigen Schwerkraftswirkung konnte endlich noch in der Weise überprüft werden, daß man die Geschwindigkeit des Uhrwerkes und damit die Drehung regulierte; denn so wie die Drehung so langsam wird, daß die unvermeidlichen Fehler des Klst. (Newcombe, 1904) so gesteigert

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

werden, daß die Ober- und Unterseite horizontal gestellter Versuchsobjekte nicht mehr gleich lang der einseitigen Schwerkraftswirkung ausgesetzt sind, muß es zum Überschuß einseitiger Schwerkraftswirkung auf der einen Seite kommen und damit zur teilweisen Aufhebung der horizontalen Nutation der Erbsen. Das ist auch der Fall.

Ich merkte dieses Verhalten der Keimlinge, als die gefürchteten Verrostungserscheinungen sich an dem Wiesner-schen und dem gleich zu erwähnenden Pfeffer'schen Klst. geltend machten. Nach erfolgter Reparatur waren die Resultate wieder die denkbar besten.

Zur Überprüfung der Wirkung verschiedener Rotationsgeschwindigkeiten stellte mir Herr Prof. Fr. Czapek seinen Pfeffer'schen Klst. in liebenswürdigster Weise zur Verfügung, wofür ich ihm auch hier meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

Das Ergebnis war, wie erwartet, folgendes: Die horizontale Nutation trat um so klarer zutage, je rascher die Oberseite der Triebe gegen die Unterseite ausgetauscht wurde, weil unter diesen Bedingungen die Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftswirkung eine um so vollkommenere ist. Doch gab auch die langsame Drehung am Pfeffer'schen Klst. tadellose Effekte.

Ich kann dieses Kapitel nicht schließen, ohne auf die darin erwähnte Gefahr der Verrostung der Klst. näher einzugehen. Im Laufe dieses Jahres habe ich den weit häufiger von mir benutzten Wiesner'schen Apparat zweimal, den Pfeffer-schen einmal der Reparatur durch den Mechaniker überantworten müssen, ein Beweis, daß der lange Aufenthalt im feuchten Glashause, wie zu erwarten war, eine große Gefahr für die Eisenbestandteile und damit für die Präzision des Apparates darstellt. Da wir aber den einschneidenden Einfluß der L. L. gerade im vorliegenden Falle kennen, bleibt eben nur die Wahl zwischen den reparablen Übeln am Klst. oder den irreparablen Irrtümern, die Versuche im wohl trockenen, aber mit gasförmigen Verunreinigungen erfüllten Laboratorium zur Folge haben, solange keine eigenen Versuchsglashäuser konstruiert sind, wie sich eines in Utrecht zu befinden scheint

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

(vgl. C. J. Rutten-Pekelharing, 1910, p. 11), oder die Apparate ohne Eisen gebaut werden.

VI. Über die Andeutung eines Vorkommens der horizontalen Nutation auch bei vertikal stehenden Erbsenkeimlingen in r. L.

Bisher haben wir die Hemmungsmittel für die horizontale Nutation und deren Effekte besprochen und es wäre nur noch zu erörtern, ob man die Krümmung nicht doch wenigstens andeutungsweise bei völlig normalen Pflanzen in r. L. bemerken kann. Das ist nun gar nicht leicht.

So brauchte es bei mir erst der Schulung des Auges an den Klst.- und L. L.-Pflanzen, wo die horizontale Nutation überaus deutlich auftritt, um die Andeutung von Krümmung auch an den normal gestellten r. L.-Pflanzen zu sehen. Man kann nämlich tatsächlich bemerken, wie der junge Trieb auch bei ihnen in den frühesten Stadien seiner Entwicklung nach außen, d. h. von den Kotyledonen weg abbiegt; doch ist dieser Winkel kaum 2 bis 5° von der Vertikalen und wurde infolgedessen von mir beinahe ein ganzes Jahr übersehen.[1]

VII. Versuche mit anderen Pflanzen als Erbsen.

Nachdem ich die Resultate der Hauptmenge meiner Experimente besprochen habe, die mit Erbsen durchgeführt worden sind, möchte ich noch unter Hinweis auf die eingangs behandelten Versuche mit Bohnen-, Sonnenblumen- und Wickenkeimlingen die Ergebnisse jener Experimente erwähnen, welche ich mit *Vicia sativa*, *Vicia villosa*, der Futter- und Sandwicke und mit Linsen durchgeführt habe. Die Wahl dieser Objekte war durch die zitierten Arbeiten von Wiesner, Neljubow und meine Arbeit IV gegeben, denn an ihnen wurde auch das bei *Pisum sativum* vorkommende eigentümliche horizontale Wachstum beschrieben.

Diese Experimente wurden am Pfeffer'schen Klst. durchgeführt, an dem ich einen großen Topf mit Erde befestigen

---

[1] Vielleicht stellt diese Krümmung der vertikalen Pflanzen in r. L. eine undulierende Nutation im Sinne Wiesner's (1878) dar.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

konnte, in dem nun, in Reihen gesetzt, gleichzeitig zwei zu überprüfende Samensorten rotiert werden konnten. Dabei war es sehr vorteilhaft, sich die an den Erbsen erworbenen Erfahrungen bei den zu prüfenden Objekten zunutze zu machen. Wie ein Nachsehen auf p. 1054 zeigt, hatte ich seinerzeit mit 1 *cm* langen Wicken zunächst keine Resultate. 1 *cm* lange Wicken sind eben schon zu alt, mußte ich mir im Hinblicke auf meine Erbsenversuche sagen und ich verwendete von jetzt ab lauter eben hervorbrechende oder höchstens 0·5 *cm* lange Pflänzchen. Dabei hat sich nun gezeigt, daß alle Pflanzen, an denen Wiesner die horizontale Nutation beschrieb, die Neljubow als Folge von L. L.-Wirkung erklärte, die gleiche Krümmung in der reinen Luft des Glashauses zeigen, sofern nur die einseitige Wirkung der Schwerkraft ausgeschaltet und in eine allseitige umgewandelt wird.

Bei diesen Versuchen erregte abermals mein besonderes Interesse das verschiedene Verhalten von *Vicia sativa* und *Vicia villosa*. Wie bekannt (Richter Oswald, IV, Fig. 2 bis 6), zeigte sich die erste bedeutend empfindlicher gegen das Licht und war relativ weniger negativ geotropisch als die zweite, so daß man erklären konnte, daß der Winkel (p. [277] 13), »den die Pflanzen verschiedener Spezies in verunreinigter Luft, der Wirkung einer Flamme ausgesetzt, mit der Vertikalen bilden, als beiläufiges Maß für ihre Empfindlichkeit für gasförmige Verunreinigungen der Luft angesehen werden kann«.

Setzt man nun die beiden Wicken gleichzeitig am Klst. um die horizontale Achse in Bewegung, so zeigen wohl beide die horizontale Nutation, die Sand- aber stärker als die Futterwicke. Die Erklärung für dieses Verhalten dürfte nun folgende sein. Auf die stärker negativ geotropische Sandwicke dürfte die Ausschaltung des Hemmungsfaktors für ihre Nutation, des negativen Geotropismus, energischer wirken als auf die weniger geotropische Futterwicke, wie etwa eine stärker gespannte elastische Feder bei der Entspannung weiter vorschnellt als eine weniger gespannte. In der L. L. würde bei vertikaler Aufstellung der Blumentöpfe, um beim Bilde zu bleiben, die Spannkraft (der negative Geotropismus) bei der Futterwicke durch die L. L. schon völlig ausgeschaltet, weshalb sie die horizontale

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nutation im Laboratorium klar zeigt, während die Spannkraft bei der Sandwicke nur herabgesetzt wird, weshalb es bei ihr nur zu einer mäßigen Abbiegung von der Vertikalen kommt. Es besteht also bei den neuen Experimenten eine ähnliche Abhängigkeit des Winkels der horizontalen Nutation in bezug auf die Rotationsebene von der Natur des Objektes wie bei den heliotropischen Versuchen bei gleichzeitiger Wirkung der L. L. Danach werden die Experimente mit den zwei Wickensorten eine ganz unerwartete, aber wesentliche Stütze meiner seinerzeit (IV) geäußerten Anschauung.

Zusammenfassung.

1. Keimlinge von Erbsen, Wicken, Linsen, kurz von Pflanzen, bei denen seinerzeit Wiesner im Laboratorium eine besondere Art der Nutation beschrieb, zeigen am Klinostaten in reiner Luft eine höchst auffallende Erscheinung. Trotzdem sie in ihrem Habitus, was Länge und Schlankheit anlangt, den vertikal aufgestellten Kontrollexemplaren gleichen, wachsen sie nicht, wie man erwarten würde, parallel zur Klinostatenachse weiter, sondern senkrecht von ihr weg, parallel zur Rotationsebene. Diese Krümmung ist bedingt von inneren unkontrollierbaren Ursachen, also eine echte Nutation, kann aber von äußeren Faktoren gehemmt werden. Sie wurde im Anschlusse an Neljubow's Befunde im Laboratorium horizontale Nutation genannt.

2. Die stärkste Hemmung erfährt die Krümmung durch den negativen Geotropismus, der sie geradezu aufzuheben imstande ist. Es wird daher umgekehrt alles, was die einseitige Wirkung der Schwerkraft aufhebt (z. B. der Klinostat, die Laboratoriumsluft), die horizontale Nutation hervortreten lassen.

3. In dieser Richtung ist am interessantesten der Parallelismus des Verhaltens von Keimlingen am Klinostaten in reiner Luft und von vertikal stehenden in Laboratoriumsluft. Weil nämlich die Laboratoriumsluftpflanzen, abgesehen von der Hemmung des Längen- und Förderung des Dickenwachstums, bei vertikaler Aufstellung im Laboratorium den rotierten Klinostatenpflanzen des Glashauses gleichen, ist damit ein

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

neuer Beweis erbracht, daß die Laboratoriumsluft den negativen Geotropismus aufhebt, wie ich das schon früher auf eine andere Weise gezeigt habe.

4. Die Temperatur hat sozusagen keine Wirkung auf die Krümmung, wohl aber wird sie vom Lichte gehemmt, da ihr der Heliotropismus bei der gegebenen Versuchsanstellung entgegenwirkt.

5. Die horizontale Nutation ist also als eine auf inneren Ursachen beruhende Krümmung erkannt worden, die unter normalen Verhältnissen durch den negativen Geotropismus maskiert wird.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Protokolle.

Versuch vom	Klinostatengefäße				Kontrollgefäß	
	1	2	3	4		
6./XI.—8./XI. 1909 phot. Fig. 3.	photog. Keimlinge 2·39[1]	.	.	.	2·38	
10./XI. gem. 12./XI. 1909 (phot.). Fig. 1.	nach außen strahl. Keimlinge 1·64 0·74 2·38	nach innen gekr. Keimlinge 1·52 0·75 2·27	‖ gesetzte Keimlinge 1·44 0·65 2·09	unreg. gesetzte Keimlinge 1·7 0·7 2·4	1·6 0·72 2·32	
19./XI. gem. 23./XI. 1909 Lichtversuch, phot. Fig. 7 und 8.	nach außen strahl. Keimlinge 8	nach innen gekr. Keimlinge 8	‖ gesetzte Keimlinge 8·22	unreg. gesetzte Keimlinge 7·65	6·3	r. L.
20./I. gem. 24./I. 1910. Dunkelversuch, Warmkasten, L.L. phot. Fig. 11 und 12. D. D. in *mm*	2·07 0·86 2·93 o. 3·6, 3 m. 4·5, 3·9 u. 3·5, 3·5 phot.	1·8 0·86 2·66 o. 3·8, 3·1 m. 4·1, 3·9 u. 4, 3·9	2·07 0·76 2·83 o. 3·2, 3 m. 4·5, 3·5 u. 4·8, 3·5	1·8 0·83 2·63 o. 3·9, 3·1 m. 4·6, 3·9 u. 3·5, 3·2	2·21 0·82 3·03 o. 3·1, 3·1 m. 4, 4 u. 3·8, 3·8 phot.	10·8 0·93 11·73 phot. o. 2·8 m. 2·8 u. 2·8
Versuch mit schräg gestelltem Klst.						
Warmhaus, dunkel. 13./V. gem. 16./V. 1910.	5·7 0·9	6·3 1·1	5·63 1	5·73 0·98	5·36 0·98	

[1] Die Längenangaben in *cm*.

Tabelle über die Längenverhältnisse der Kotyledonarachseltriebe (gem. bis zur Blattspitze).

Versuch vom 10./II. 1910.	Klinostatengefäße								Kontrollgefäß	
	1		2		3		4			
	l.	r.	l.	r.	l.	r.	l.	r.	l.	r.
Gem. am 17./II.										
1.	2·5[1]	1·8	2·7	1·7	2·3	0·3	2·5	1·6	3	1·9
2.	2·5	.	3·1	1·2	2·2	2·5	2·6	1·8	1·7	1·6
3.	1·9	3·6	4·6	1	3·7	1·8	2·3	2·6	2·1	1·4
4.	2·1	1·6	1·2	0·8	2·3	0·6	2·1	1·1	1·2	0·8
5.	2·1	3	1·2	1·6	2·7	0·6	2·1	1·5	1·2	1·7
6.	2·6	1	1·6	1·8	1·2	0·3	1·6	1·2	1·2	0·9
7.	1·5	.	0·8	0·8	2·3	.	1·6	1·4	1·2	1·1
Summe	15·2	11	15·2	8·9	16·7	6·1	14·8	11·2	11·6	9·4
Durchschnittswert	2·17	2·2	2·17	1·27	2·4	1	2·11	1·6	1·65	1·34
L. L. — Versuch vom 17./I., am 29./I. 1910	Die Pflanzen dieses Versuches wurden am 21./I. geköpft und dann ins Glashaus übertragen. Schon am 24./I. waren je zwei schlanke, 2 bis 3 *mm* lange Achseltriebe aus jeder Pflanze entsprossen, ob sie nun rotiert wurden oder nicht. Am 28./I. waren die längeren Triebe rund 4 bis 6, die kürzeren 1·2 *cm*, gleichgültig, ob die Objekte rotiert wurden oder nicht. Die Förderung je eines der zwei Axillartriebe war somit zweifellos. Am 29./I. wurde eine Reihe aus einem der Kontrolltöpfe photographiert. Fig. 9.									

[1] Die Längenangaben in *cm*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Literatur.

Guttenberg H., R. v., Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. Jahrb. f. w. Bot., XLVII. Bd., 1910, p. 462.

Lidforss B., Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. f. w. Bot., XXXVIII. Jahrg., 1903, p. 343.

Molisch H., I. Über Heliotropismus im Bakterienlichte. Sitzungsber. der k. Akad. d. W. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CXI, Abt. I. 1902, p. [141] 1.

II. Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie. Jena 1904, Verl. v. G. Fischer, p. 145.

III. Über Heliotropismus, indirekt hervorgerufen durch Radium. Ber. der D. bot. Ges., 1905, XXIII. Jahrg., p. 1.

Neljubow D., I. Über die horizontale Nutation der Stengel von *Pisum sativum* und einiger anderer Pflanzen. (Vorläufige Mitteilung.) Bot. Zentralbl., Beihefte, Bd. X, H. 3, 1901.

II. Über die Änderung der geotropischen Eigenschaften des Stengels unter dem Einflusse einiger Gase. XI. Naturforscherkongreß in St. Petersburg.

III. Ber. d. XII. Vers. der Naturforscher u. Ärzte in Moskau, 1909/10.

IV. Ber. d. Bot. Abt. der St. Petersb. Ges. der Naturf. (März 1910) (III u. IV am 15./XII. 1910 noch nicht erschienen).

V. Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg 1910, p. 1443 (russisch, während der Drucklegung meiner Arbeit erschienen).

Newcombe Fr. C., Limitations of the klinostat as an instrument for scientific research. (Science, N. S. XX, 1904, p. 376, Ref. Just's Bot. Jahresb., 1904, p. 653).

Richter Oswald, I. Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. der D. bot. Ges., 1903, Jahrg. XXI, H. 3, p. 180.

II. Über den Einfluß der Narkotika auf die Anatomie und die chemische Zusammensetzung von Keimlingen. Verh. der Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte, 80. Vers. zu Köln, 1908, 2. Teil, 1. Hälfte, p. 189.

III. Ein einfacher Versuch zur Vorführung des schädigenden Einflusses der gasförmigen Verunreinigungen der Luft auf Keimlinge. Österr. Zeitschr. f. Lehrerbild., 1908/09, p. 113.

IV. Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. der k. Akad. d. W. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CXV, Abt. I, März 1906, p. [265] 1.

V. Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Med. Klinik, Jahrg. 1907, Nr. 34, p. 1.

VI. Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika (mit Demonstrationen). Lotos, Bd. 56, H. 3, 1908, p. 106.

Rimmer Fr., Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. LXXXIX. Bd. d. Sitzb. der k. Akad. d. W. in Wien, I. Abt., Maiheft, Jahrg. 1884, p. [393] 1.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Rutten-Pekelharing C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Extr. du Rec. des Trav. bot. Néerlandais, vol. VII, 1910, p. 1.

Wiesner, J. v., Die undulierende Nutation der Internodien. LXXVII. Bd. der Sitzungsber. der k. Akad. d. W. in Wien, I. Abt., Jännerheft, Jahrg. 1878, p. 1.

Wiesner J. und Wettstein R. v., Untersuchungen über die Wachstumsgesetze der Pflanzenorgane, I. Reihe: Nutierende Internodien. K. Akad. d. W. in Wien, 1883, LXXXVIII, p. 454.

Wyplel M., Beiträge zur näheren Kenntnis der Nutation. Österr. bot. Zeitschr., 1879, Nr. 1 und 2.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Versuch aus dem Glashaus vom 10./XI. bis 12./XI. im Dunkeln. Der helle Fleck zwischen den vier Gefäßen des Wiesner'schen Klst. stellt die Projektion der horizontal gestellten Apparatachse vor. In dem Gefäße links oben wurden die Keimlinge so gesetzt, daß die Austrittsstellen der Epikotyle ins Innere, im Gefäße links unten nach außen, in dem rechts oben parallel, in dem rechts unten unregelmäßig gelagert sind. Aus dem Bilde geht zweifellos hervor, daß die eben geschilderte Art der Orientierung der Keimlinge beim Einsetzen für die Richtung der horizontalen Nutation maßgebend ist. Alle Keimlinge zeigen das Aussehen von Pflanzen in r. L. So betrug ihre Dicke durchwegs 2 *mm* (siehe Text p. 1056).

Fig. 2. Kontrollkeimlinge zu Fig. 1. Auch sie sind schmächtig, bloß 2 *mm* dick, dagegen infolge einseitiger Schwerkraftswirkung tadellos vertikal gewachsen (siehe Text p. 1056).

Fig. 3. Erbsendunkelversuch aus dem Warmhause vom 6./XI. bis 8./XI. Die Gefäße waren parallel zur Klst.-Achse orientiert. *a)* am Klst. gehaltene, *b)* vertikal gestellte Kontrollexemplare. Die Erbsen in *a)* sind unregelmäßig gesetzt worden. Man sieht, wie die Epikotyle immer nach der den Kotyledonen entgegengesetzten Seite ausbiegen. Die Triebe in *b)* sind prächtig aufwärts gewachsen (siehe Text p. 1054).

Fig. 4 und 5. Glashausdunkelversuch vom 12./XII., photogr. am 15./XII. 1909, aus dem hervorgeht, daß die den Erbsen eigentümliche horizontale Nutation nur dann in der reinen Luft des Glashauses zutage tritt, wenn die Keimlinge ein bestimmtes Alter und damit im Zusammenhang eine bestimmte Länge nicht überschritten haben. Die Keimlinge in 1 lugten eben zwischen den Kotyledonen hervor, die in 2 waren 0·2, die in 3 0·5 und die in 4 bereits 1·2 *cm*, als sie zum Versuche verwendet wurden. Nur die Keimlinge der Gefäße 1 und 2 zeigen die horizontale Nutation in exquisiter Form und scheinen dem Erdreich völlig angedrückt zu sein. In 3 und 4 nimmt die Krümmung proportional zur Länge ab, was besonders deutlich in Fig. 5 zutage tritt (siehe Text p. 1056).

Fig. 4 zeigt den Versuch von vorne. Die horizontal gestellte Apparatachse tritt deutlich aus dem Bilde hervor.

Fig. 5 zeigt den Versuch von der Seite. Da die Keimlinge in 1 und 2, abgesehen von einem geringen Längenunterschiede, einander zum Verwechseln glichen, wurde nur Gefäß 1 aufgenommen. Dafür ist

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

das Kontrollgefäß mit dargestellt, in dem je zwei Pflanzen jeder für 1, 2, 3, 4 bestimmten Kategorie von Keimlingen am Versuchsbeginn eingesetzt wurden. Man sieht, daß alle, gleichgültig ob kurz oder lang, infolge einseitiger Schwerkraftswirkung senkrecht aufwärts gewachsen sind.

Fig. 6. *a—c.* Am Klinostaten ins Erdreich zurückgewachsene Keimlinge in Glashausluft (Versuch vom 27./I. 1910, photogr. am 3./II.). Besonders auffällig wirkt die gleichsinnige Wachstumsbewegung von Stengel und Wurzel, die sich so erklären dürfte, daß der Keimling am Beginn des Versuches schon in jener Stellung zur Klst.-Achse eingesetzt war, die andere Keimlinge am Versuchsschluß einnehmen. Die Tendenz der Triebe, am Klst. um 90° auszubiegen, müßte sie dann notgedrungen in die photographierte Stellung hereinbringen (natürl. Größe) (siehe Text p. 1069).

Tafel II.

Fig. 7. Glashauslichterversuch vom 19./XI. bis 23./XI. 1909, Gefäße parallel zur Klst.-Achse orientiert, die man im Bilde hervortreten sieht. Anordnung der Keimlinge wie im Versuch der Fig. 1. Auch hier zeigt sich, daß die Lage der Kotyledonen beim Setzen die Richtung der horizontal nutierenden Triebe bedingt. Dabei beweist der Versuch gleichzeitig, daß die horizontale Nutation unabhängig ist von der im November herrschenden Lichtintensität (siehe Text p. 1058, 1062). Daß die Keimlinge in dem Gefäße 2 so ungewöhnlich klein erscheinen, hängt mit der Perspektive zusammen. Diese Keimlinge behinderten einander nämlich gegenseitig in der Ausführung der horizontalen Nutation und stiegen auf diese Art parallel zur Klst.-Achse in die Höhe. Ein gutes Bild für ihr eigenartiges Aussehen gibt Fig. 8 (siehe Text p. 1070).

Fig. 8. Photographie des Klst.-Gefäßes 2 sowie des Kontrollgefäßes zu dem in Fig. 7 dargestellten Versuche (siehe diese). Höchst auffallend tritt bei diesem Experiment ein nicht selten beobachteter Längenunterschied der rotierten und der nicht rotierten Glashauspflanzen hervor. In unserem Falle betrug dieser Unterschied $8-6\cdot3$ *cm* $=1\cdot7$ *cm* (siehe Text p. 1058, 1062 und 1070).

Fig. 9. Illustration des Verhaltens der Kotyledonarachseltriebe bei den geköpften Erbsen des Laboratoriumsluftversuches vom 17./I., photogr. am 29./I. Die Töpfe mit den geköpften Haupttrieben wurden ins Glashaus übertragen. Schon am zweiten Tage schossen die Axillartriebe hervor; anfangs gleich lang, eilt bald einer von beiden im Wachstum voran; schon nach drei Tagen sehen die Kulturen so aus, wie es Fig. 9 wiedergibt: eine sprechende Illustration der so häufig vorkommenden Bevorzugung eines von zwei gleichartigen Individuen (siehe Text p. 1061, 1066 und Protokoll p. 1079).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 10. Beinahe parallel zur Klst.-Achse orientierte Erbsen des L. L.-Dunkelversuches vom 15./XI., photogr. am 17./XI. 1909, rund natürl. Größe. Das Experiment ist insbesondere im Hinblick auf Fig. 11_2 ungemein lehrreich und bestätigt die an Glashauspflanzen gemachten, in Fig. 4 und 5 dargestellten Erfahrungen. Nur wenn die Versuchskeimlinge genügend klein (bis 0·3 *cm*) sind, vermag die Drehung am Klst., d. h. die Verwandlung der einseitigen in eine allseitige Schwerkraftswirkung in r. L. oder L. L. die den Keimlingen eigene horizontale Nutation zur Entwicklung kommen zu lassen; haben sie aber bereits im Glashause vor dem Versuchsbeginn die Länge von 1 *cm* erreicht oder überschritten, so wachsen sie selbst in L. L. parallel zur horizontal gestellten Klst.-Achse, wie Fig. 10 zeigt. Selbstverständlich verrät Dicke und Kürze den schädigenden Einfluß der gasförmigen Verunreinigungen der Luft (siehe Text p. 1064).

Fig. 11. L. L.-Versuch im dunklen Thermostaten (26 bis 27° C.) vom 20./I., photogr. am 24./I. 1910. 1. vertikal gestelltes Kontrollgefäß, 2. eines von den vier rotierten Klst.-Gefäßen. Höchst auffallend ist das bis in kleine Details gleiche Verhalten der Keimlinge in beiden Gefäßen. Abgesehen von der im Verhältnis zu den Kontrollkeimlingen der r. L. (Fig. 12) ungemein zurückgebliebenen Länge und der mit der L. L.-Wirkung zusammenhängenden Dicke, ist das ausgesprochene Auftreten der horizontalen Nutation unzweifelhaft. Es ist dadurch der Beweis erbracht, daß die L. L. oder, ganz allgemein, Narkotika die einseitige Schwerkraftswirkung ebenso ausschalten wie der Klinostat. Die Figur zeigt gleichzeitig im Hinblick auf Fig. 10, daß eine gewisse geringe Größe der Keimlinge für den positiven Ausfall des Klst.-Versuches Vorbedingung ist. Die gemessenen Längen waren für 1 2·21 (St.) + 0·82 (Bl.), für 2 2·07 (St.) + 0·86 (Bl.). Die größten Dicken in der Mitte der Triebe 4, beziehungsweise 4·5 *mm* (siehe Text p. 1063).

Fig. 12. Kontrollkeimlinge in reiner Luft zum L. L.-Dunkelversuche vom 20./I. 1910, photogr. am 24./I. Die Länge dieser Keimlinge betrug 10·8 (St.) + 0·93 (Bl.) *cm* (vgl. den Text der Fig. 11 und p. 1063 der Arbeit).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

1

Fig. 6 a

2

Fig. 6 b

Fig. 6 c

a

Kontrollg.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 1

a Fig. 3 b

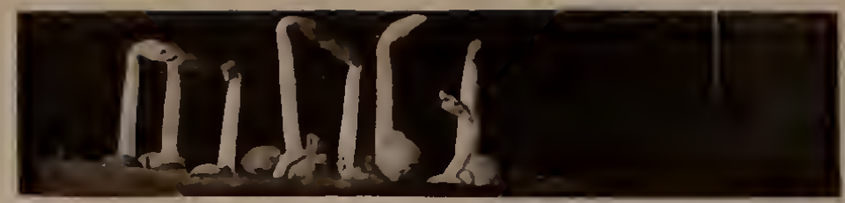

Fig. 2

Fig. 4

Fig. 6 a

Fig. 6 b

Fig. 6 c

4 3 Fig. 5 1 = 2 Kontrollg.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

4

2

Fig. 12

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

1 Fig. 7 2

3 Fig. 9

Fig. 10

Fig. 12

2 Fig. 8 Kontrollg.

1 Fig. 11 2

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien